

XIX.- Considérations sur le développement
d'une série de modèles théoriques et mathématiques
pour la description de l'état biologique de la Sambre

H.J. DUMONT

Université de Gand

M.-C. BEAUFAYS

Université de Liège

Trois ans d'études expérimentales sur le terrain et un complément de recherches au laboratoire ont fourni aux diverses équipes biologiques une multitude de données et leur ont posé un très grand nombre de problèmes nouveaux. La complexité des résultats numériques est telle que l'esprit humain est incapable de les manipuler à l'état brut et qu'il convient avant tout de les ordonner. Ceci nécessite un certain nombre d'options *a priori*, dépendant du genre de modèle(s) souhaité(s) et/ou souhaitable(s). Il est intéressant de noter dès à présent que les mêmes séries de données peuvent être exploitées de différentes façons, selon les options prises : dans le cas de la Sambre, par exemple, pour modéliser le maximum des phénomènes observés, plusieurs modèles devront être considérés et ces modèles seront parfois de natures fondamentalement différentes.

L'étude biologique de la Sambre se ramenant à celle d'un nombre fini d'écosystèmes, nous commencerons par résumer le cadre conceptuel dans lequel se situe notre recherche, puis nous aborderons l'examen des modèles théoriques que nous envisageons pour décrire la rivière.

1.- Quelques concepts utiles de la théorie des systèmes

Un système peut être défini comme un ensemble *structuré* d'*objets* (ou de groupes d'organismes vivants), chacun d'eux dépendant des autres objets et de l'environnement par l'impact, direct ou non, qu'il exerce sur eux et, inversement, par l'influence qu'il subit de leur part. Graphiquement un système se représente par une série de cases ou "compartiments", figurant les différents objets du système, et une série de flèches, reliant un compartiment à un autre ou à l'environnement, et figurant les relations de dépendance. Dès ce stade, nous sommes en face d'un "modèle" et la simple définition des objets et des relations est une phase possédant ses problèmes propres et impliquant un certain nombre de décisions. Il est nécessaire de bien distinguer ici le "système réel" c'est-à-dire le système, ses composantes et sa structure tels qu'ils existent vraiment dans le monde réel et un "système modèle", c'est-à-dire *une* représentation par *un* observateur du système réel. Un système modèle résulte d'une décision de l'observateur lui-même qui, pour diverses raisons, ne peut pas (ou, éventuellement, ne veut pas) étudier le système réel et qui choisit, parmi les systèmes modèles possibles, celui qui correspond le mieux à la compréhension qu'il a du système réel et qui peut le mieux apporter les réponses aux questions qu'il se pose. Un système modèle est donc une *représentation subjective* de la réalité, ayant un caractère de *finalité*.

L'étude d'un système commence par l'étude de chaque objet considéré individuellement. Celle-ci consiste généralement en une série de mesures du comportement de chaque objet à différents moments d'un certain intervalle de temps (une année par exemple); ces données seront tabulées et, éventuellement, traduites en équations qui rendront compte de la nature *dynamique* du comportement de chaque objet. A ce stade, l'observateur doit faire un nouveau choix subjectif d'importance cruciale : il doit orienter la dynamique du comportement des objets dans le sens *excitant-réponse*, ce qui revient à séparer les variables indépendantes des variables dépendantes, c'est-à-dire les causes des effets. Il s'agit bien d'un choix réel pour l'observateur, car l'orientation qu'il faut donner à la dynamique du comportement des objets s'impose rarement elle-même : elle est le plus souvent dictée par la nature des questions auxquelles le modèle doit répondre. Il

est facile d'illustrer l'existence et l'importance du choix de l'orientation à prendre. Supposons que nous disposions d'une série de mesures de l'oxygène dissous et de la biomasse algale de la Sambre. Nous pouvons concevoir :

- que la biomasse algale influence l'oxygène dissous, par photosynthèse et respiration,
- ou que l'oxygène dissous stimule ou retarde le développement de la biomasse.

Il n'existe aucune raison objective de préférer l'une ou l'autre orientation : chacune répond à une question spécifique; pour un modèle "oxygène", on choisira la première possibilité et pour un modèle "biologique" la seconde.

Après avoir mis en évidence la nature subjective du choix du système modèle par l'observateur, en fonction de la connaissance qu'il a du système réel et des objectifs qu'il poursuit, nous voudrions encore souligner une autre caractéristique d'un modèle : dès qu'il a été retenu, un modèle devient une hypothèse de travail pour le chercheur, et celui-ci ne le remettra pas en question, ne le modifiera pas au cours de ses travaux. Au contraire, le modèle servira de guide au chercheur, par exemple pour la sélection des variables à étudier, et pour l'organisation des campagnes de mesures. C'est seulement au stade ultime, lorsque les prévisions du modèle seront comparées aux observations du système réel que l'utilisateur du modèle devra décider si celui-ci répond ou non à ce qu'il en attend. S'il estime que le modèle proposé décrit la réalité avec assez de précision, il le conservera; sinon, il le rejettera et exigera le choix d'un nouveau modèle, d'une nouvelle hypothèse et tout le travail sera recommencé.

C'est dans ce cadre conceptuel que nous nous proposons de développer trois modèles à compartiments et un certain nombre d'autres modèles, que nous appellerons "spécifiques", applicables à la Sambre.

2.- "Espèces rares", "espèces communes", "compétition", "pollution"

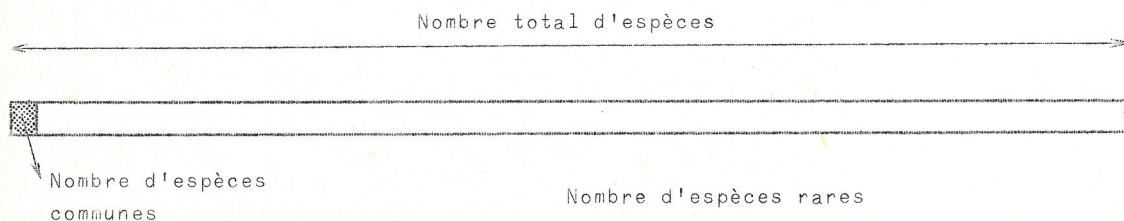
Les études biologiques effectuées sur la Sambre ont mis en évidence trois zones à faciès biologique bien défini, nécessitant le développement de trois modèles distincts :

- la Haute-Sambre, à écosystème relativement complet;
- la région de Charleroi, à écosystème très réduit;
- la Basse-Sambre, à écosystème "de récupération".

Les espèces, et même les groupes d'espèces constituant ces écosystèmes sont tellement différents que nous ne pouvons pas les représenter par des compartiments homologues : d'une zone à l'autre, des compartiments entiers disparaissent, tandis que d'autres (moins nombreux) apparaissent. Les différences entre zones de la Sambre résultent d'un certain nombre de processus biologiques, qu'à l'heure actuelle nous comprenons d'un point de vue qualitatif, mais auxquels nous ne pouvons pas encore donner une interprétation quantitative valable : ils font partie du domaine des interactions entre espèces, c'est-à-dire de la dynamique des populations. D'une manière générale, on constate que les groupes disparaissent d'autant plus vite qu'ils sont plus évolués et plus spécialisés, ce qui est logique puisqu'une plus grande spécialisation est synonyme d'une moins grande adaptabilité : les carnivores disparaissent avant les herbivores et les omnivores; en cas de pollution, la pyramide trophique est tronquée.

La notion de compétition interspécifique au sens large nous paraît extrêmement importante. Depuis longtemps, on sait empiriquement que le nombre d'espèces planctoniques dans une eau douce est petit, alors que le nombre d'espèces possibles dans un tel milieu est extrêmement élevé. Ceci s'explique en très large partie par compétition, le milieu dulçaquicole étant relativement uniforme et ne permettant que très peu de diversification dans les niches écologiques [Hutchinson (1961)]. Il faut cependant admettre que les nombreux "absents" ne le sont, dans la plupart des cas, qu'apparemment : ils se trouvent réduits à l'état "rare" ou "latent". En effet, une espèce qui, dans les conditions de compétition existantes, ne peut se maintenir qu'à une densité très faible, par exemple un individu par 10 m^3 , a fort peu de chances d'être jamais mise en évidence par les techniques habituelles d'échantillonnage, alors que dans un grand lac ou

une rivière, sa population totale sera numériquement grande. Nous appellerons "rare" une espèce qui ne peut être observée par les méthodes actuelles d'échantillonnage; l'ensemble des espèces (planctoniques et autres) existant dans un milieu peut donc être séparé en deux groupes : espèces rares (à densités de population faibles) et espèces communes (à densités de population élevées), dont les proportions peuvent être représentées graphiquement de la manière suivante :



le nombre d'espèces rares dépassant largement le nombre d'espèces communes.

Si l'on accepte l'idée qu'une espèce est commune parce qu'elle est mieux adaptée à son milieu, il faut aussi admettre qu'un changement plus ou moins brutal survenant dans ce même milieu lui enlève son avantage compétitif, pour le donner à une autre espèce; cette nouvelle espèce sélectionnée a toutes les chances d'être une des espèces précédemment rares, comme nous allons le démontrer. Supposons, pour fixer les idées, que le milieu initial soit un milieu "naturel" et non-extrême contenant 10 espèces communes (C) et 990 espèces rares (R), et que le changement brutal soit dû à un phénomène de pollution, au sens large, faisant apparaître un autre milieu dans lequel on observe 5 espèces communes. Que sont ces espèces nouvellement sélectionnées : appartiennent-elles au groupe des espèces précédemment communes ou au groupe des espèces précédemment rares ? Nous pouvons raisonner ici en termes de probabilités. Supposons, en première approximation, que la pollution ait un impact identique sur chacune des 1000 espèces présentes dans le milieu naturel [c'est-à-dire que toutes les espèces aient la même probabilité p de survivre et $(1 - p)$ de disparaître]; il s'agit dès lors d'un problème d'extraction simultanée de 5 espèces parmi 1000 espèces dont 10 sont communes et 990 sont rares, les C_{1000}^5 combinaisons possibles étant équiprobables. Nous obtiendrons donc les probabilités suivantes pour les

différentes compositions du groupe des 5 espèces sélectionnées :

$$\text{Pr}[0 \text{ C et } 5 \text{ R}] = \frac{C_{990}^5}{C_{1000}^5} = 0,95089370$$

$$\text{Pr}[1 \text{ C et } 4 \text{ R}] = \frac{C_{990}^4 \times C_{10}^1}{C_{1000}^5} = 0,04821976$$

$$\text{Pr}[2 \text{ C et } 3 \text{ R}] = 0,00087939$$

$$\text{Pr}[3 \text{ C et } 2 \text{ R}] = 0,00000712$$

$$\text{Pr}[4 \text{ C et } 1 \text{ R}] = 0,00000003$$

$$\text{Pr}[5 \text{ C et } 0 \text{ R}] < 0,00000001$$

ou : la probabilité qu'il n'y ait aucune espèce précédemment commune retenue parmi les 5 espèces sélectionnées vaut 0,951, alors que la probabilité qu'au moins une espèce précédemment commune figure parmi ces 5 espèces ne vaut que 0,049. Dans la plupart des cas, la pollution sélectionnera donc les espèces dans le groupe des espèces qui sont rares en milieu naturel.

Les probabilités ci-dessus ont été calculées sous l'hypothèse d'un impact identique de la pollution sur toutes les espèces, rares ou communes. Cette hypothèse est sans doute exagérément simple. En effet, c'est vraisemblablement grâce à leur spécialisation plus poussée que les espèces communes des écosystèmes intacts ordinaires ont, phylogénétiquement, acquis leur prédominance sur les espèces refoulées et c'est aussi à cause de cette même spécialisation qu'elles s'adaptent difficilement à un environnement changeant : leur probabilité de survie est, en réalité, très inférieure à celle que nous avons supposée. Par contre les espèces refoulées dans un écosystème intact ordinaire sont généralement des espèces qui ne peuvent se développer en grand nombre que dans des biotopes marginaux ou extrêmes (lacs de haute montagne, de régions arides, eaux naturellement polluées par des substances organiques, ...) : leur probabilité de survie et de prolifération dans des conditions de pollution artificielle (causée par l'homme) peut donc être très supérieure à la probabilité supposée ci-dessus. Par conséquent, la probabilité (0,951) qu'il n'y ait

pas une seule espèce commune dans les 5 espèces sélectionnées est sous-estimée, tandis que la probabilité (0,049) qu'il y en ait au moins une est sur-estimée par rapport à la réalité.

Exemple de la Sambre

Un cas extrême est illustré par la découverte dans la Basse-Sambre d'un Copépode (*Métacyclops problematicus*, n. sp.) nouveau pour la science. Cette espèce y remplace apparemment *Acanthocyclops robustus*, très répandu dans les eaux naturelles. Il semble que *M. problematicus* soit tellement rare dans le biotope intact où vit *A. robustus* qu'il n'a jamais pu être observé.

Il est évident que, si nous pouvions connaître exactement la probabilité de survie de chaque espèce en face de chaque modification précise du milieu, nous aurions fait un grand pas en avant. Il nous resterait alors à combiner les espèces (et aussi les changements possibles) 2 à 2, 3 à 3, ..., n à n, en introduisant des interactions. Nous sommes encore très éloignés de ce stade, car il nous manque une quantité énorme de connaissances fondamentales.

La notion de compétition, nous l'avons vu, est essentielle dans l'étude des structures des écosystèmes. Elle est malheureusement difficile à introduire dans un modèle à compartiments. En effet, dans une telle approche, les variables d'état sont les flux entre compartiments c'est-à-dire entre groupes d'organismes vivants, et s'expriment donc en unités gravimétriques ou énergétiques. Si la consommation ou la prédation est facile à représenter dans un tel modèle, il n'en va pas de même pour la compétition qui, non seulement exige autant de compartiments que d'entités en compétition mais encore est difficilement exprimable en unités gravimétriques ou énergétiques. Des solutions alternatives doivent donc être envisagées, et il en existe plusieurs, allant du très simple au très complexe. Le "système des saprobies" permet une description qualitative et même pseudo-quantitative; il s'agit d'un système très empirique mais valable. Les "indices de diversité" sont à ranger dans la même catégorie. Bien que les indices présentent le désavantage de combiner une qualité (les espèces présentes) et une quantité (le nombre d'individus de

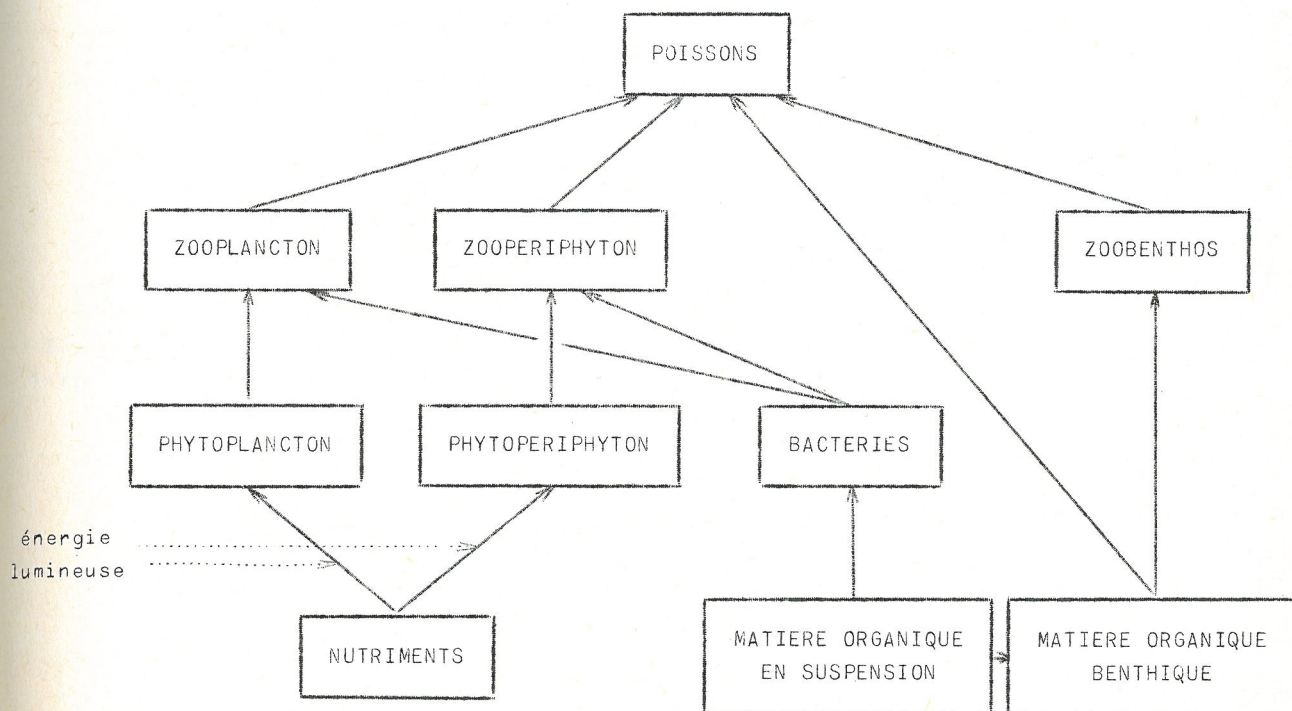
chaque espèce), et que toutes les espèces soient traitées comme si elles étaient d'importance identique, ces indices sont d'une utilité certaine lorsqu'il s'agit d'établir un diagnostic rapide, car, en règle générale, le nombre total des espèces diminue assez fortement en cas de pollution. Margalef (1968) a développé l'idée que la diversité d'un écosystème est liée à son degré de maturité : une diversité plus élevée signifierait une chaîne trophique plus longue, plus de cas de parasitisme, de symbiose, etc. Inversement, une diversité plus faible serait caractéristique d'une chaîne trophique courte (prédateurs éliminés), d'un moins grand nombre de phénomènes biologiques spéciaux, tels que parasitisme, symbiose, ..., c'est-à-dire d'une destruction partielle ou totale de l'écosystème. Cette théorie correspond assez bien aux observations faites en milieu pollué, et l'application des indices de diversité à la Sambre s'est révélée donner une assez bonne image de la répercussion des polluants sur les populations planctoniques [Dumont et Wayaert (1972)]. Plus ambitieux sont les modèles que nous envisagerons au paragraphe 4.

3.- Modèles à compartiments choisis pour la Sambre

Les modèles proposés ne décriront que les conditions d'étiage, les écosystèmes étant détruits en période de crue.

3.1.- Haute-Sambre

L'écosystème représenté à la figure 1 est relativement complet et, à défaut de système entièrement intact, nous le considérerons comme le système-témoin, non sujet à des pollutions toxiques. Ceci est une grande simplification et risque de choquer les biologistes qui, à juste titre, considèrent l'eutrophisation comme une forme de pollution importante. Notre point de vue se justifie cependant par le fait que les compartiments, et donc la nature des variables d'état, sont essentiellement les mêmes que ceux des écosystèmes d'eau douce intacts; seules diffèrent les valeurs numériques des variables d'état.



Pour être tout à fait complète, la figure devrait encore comporter des flèches reliant chaque compartiment d'organismes vivants à la case matière organique benthique. Ces flèches n'ont pas été tracées pour des raisons de clarté.

fig. 1.

3.2.- Région de Charleroi (fig. 2)

Le système est qualitativement différent du premier et est extrêmement simple : la pyramide trophique est détruite : il ne reste que des bactéries et une catégorie d'animaux, que nous désignerons par le terme "saprozoon", bactériophages et détritivores (Protozoaires, Rotifères et Nématodes). Nous négligerons la production algale due au périphyton parce que faible, se limitant aux premiers centimètres sous la surface de l'eau. Nous admettrons aussi que les organismes présents ne sont pas affectés par le cycle annuel de l'énergie solaire, la pénétration lumineuse étant minime, et que les nutriments ne sont fournis que par la matière organique. Remarquons encore que la pollution (les toxiques) est introduite dans le système non pas explicitement mais implicitement, par la structure qu'elle lui confère.

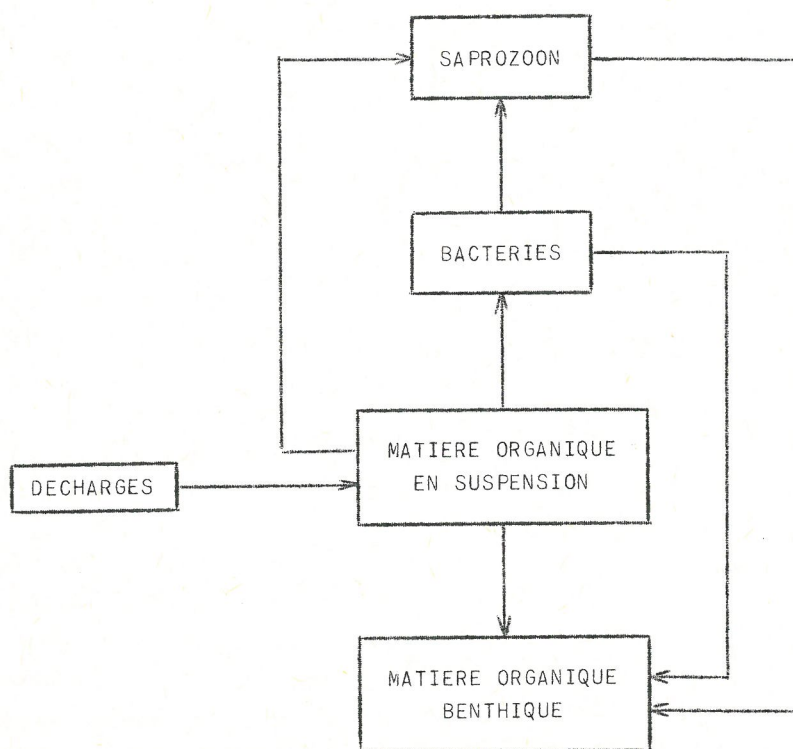


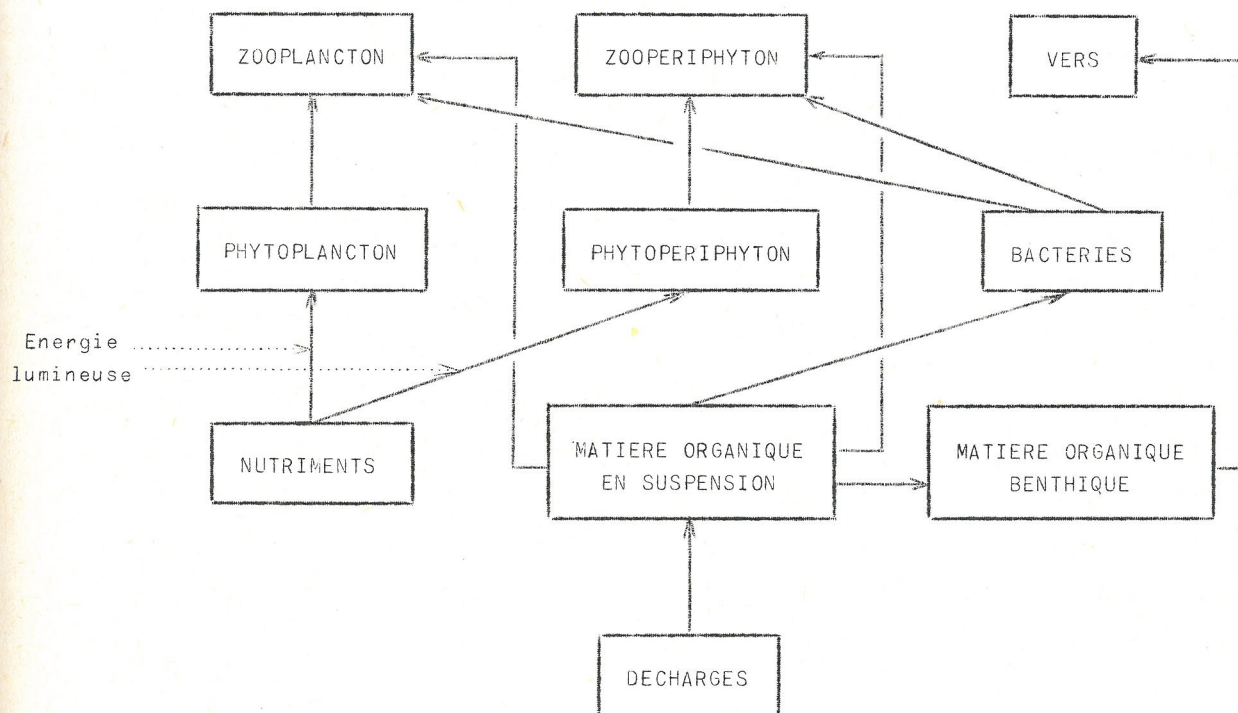
fig. 2.

3.3.- Basse-Sambre

Le modèle de la Basse-Sambre, figure 3, ressemble assez à celui de la Haute-Sambre. Les seules différences sont les suivantes :

- le benthos est remplacé par une population de vers;
- les poissons sont absents du système;
- les décharges doivent être prises en considération, de même que dans la région de Charleroi.

Notons enfin que, si l'écosystème est loin d'être intact, l'énergie lumineuse doit à nouveau être prise en considération.



Les transferts des cases d'organismes vivants vers le compartiment matière organique benthique ne sont pas représentés sur la figure.

fig. 3.

4.- Modèles "spécifiques"

Bien que les cases zooplancton, phytoplancton et bactéries soient présentes dans les modèles de la Haute-Sambre (fig. 1) et de la Basse-Sambre (fig. 3), leurs contenus sont cependant différents : elles sont formées d'autres espèces, et parfois même d'autres groupes. Comme nous l'avons déjà indiqué plus haut, un modèle à compartiments peut difficilement rendre compte de ce phénomène qui, si nous ne voulons pas l'ignorer complètement, devra être représenté d'une autre façon. Pour cela, nous envisageons de construire également des modèles purement descriptifs, c'est-à-dire des modèles décrivant l'évolution de la population d'une certaine espèce, ou d'un certain groupe (les poissons, par exemple), en fonction des conditions physiques et chimiques du milieu; ils permettent aussi, par conséquent, de déterminer les seuils de tolérance de cette

espèce, ou de ce groupe, vis-à-vis de chacun des facteurs de l'environnement.

La méthode, ainsi que de nombreux exemples, ont été donnés par Watt (1968). Nous la décrirons ici brièvement.

Soit Y une grandeur biologique (une biomasse, par exemple), dépendant de n variables :

$$(1) \quad Y = f(x_1, x_2, \dots, x_n) .$$

Le premier pas consiste à séparer les n variables en k ($k \leq n$) groupes cohérents et indépendants et à exprimer (1) sous la forme du produit de k fonctions f_i ($i = 1, \dots, k$), chacune des fonctions f_i dépendant uniquement des variables du groupe i . La forme de chaque fonction f_i sera ensuite déterminée à partir des données par des procédés graphiques ou statistiques, et f sera connue par :

$$f(x_1, \dots, x_n) = \prod_{i=1}^k f_i .$$

La différence entre cette approche et la description du système par un modèle apparaît très clairement ici : dans le premier cas, les formes des fonctions sont suggérées par les données, donc *a posteriori*, tandis que dans le second elles sont choisies *a priori* par le chercheur, indépendamment de données numériques.

Exemple

Supposons que Y représente la biomasse des poissons (ou la biomasse des algues planctoniques) et que Y dépende de 8 variables :

$$(1) \quad Y = f(x_1, x_2, \dots, x_8) .$$

Supposons également que ces 8 variables puissent être réparties en trois groupes indépendants :

$$\left\{ \begin{array}{l} x_1, x_2 \\ x_3, x_4, x_5 \\ x_6, x_7, x_8 . \end{array} \right.$$

Nous écrirons (1) sous la forme :

$$Y = [f_1(x_1, x_2)] \times [f_2(x_3, x_4, x_5)] \times [f_3(x_6, x_7, x_8)]$$

et nous déterminerons séparément f_1 , f_2 , f_3 .

1) Détermination de f_1

Nous pouvons soit étudier f_1 globalement en tant que fonction de l'ensemble des deux variables x_1 , x_2 , soit procéder de proche en proche de la manière suivante :

a) Classer les variables du premier groupe par ordre d'importance décroissante.

b) Etudier d'abord f_1 en fonction seulement de la variable la plus importante, x_1 par exemple. Pour cela, nous pouvons reporter sur un graphique x_1 en abscisse et f_1 en ordonnée. Supposons que le graphique nous permette d'admettre que f_1 est linéaire en x_1 :

$$f_1 = a x_1 + b .$$

Il nous restera alors à déterminer si a et b sont de vraies constantes ou des fonctions de x_2 .

c) Etudier a et b en fonction de x_2 .

Sur un graphique nous porterons x_2 en abscisse et $a = \frac{\Delta f_1}{\Delta x_1}$ en ordonnée.

- Si nous obtenons une droite parallèle à l'axe de x_2 , nous déduirons que a est une véritable constante.

- Si nous obtenons une autre droite, nous écrirons :

$$a = c x_2 + d .$$

- Si nous obtenons une courbe, nous ajusterons au mieux une équation aux paires de données (x_2, a) .

Supposons, pour fixer les idées, que nous soyons dans le deuxième cas :

$$a = c x_2 + d .$$

Pour déterminer b , nous procéderons de la même manière en portant cette fois en ordonnée

$$b = f_1 - a x_1 = f_1 - (c x_2 + d) x_1 .$$

Si nous pouvons, par exemple, considérer que b est constant vis-à-vis de x_2 , nous écrirons finalement :

$$f_1(x_1, x_2) = (c x_2 + d) x_1 + b$$

ou
$$f_1(x_1, x_2) = c x_1 x_2 + d x_1 + b .$$

Remarque

Nous avons choisi, dans cet exemple, des fonctions très simples (linéaires) pour ne pas l'allonger inutilement; il va de soi que la méthode s'applique de la même manière à des fonctions plus complexes.

2) Détermination de f_2 et de f_3

Le procédé est répété de manière absolument identique pour chacune de ces deux fonctions.

Watt (1961) a développé et appliqué cette méthode à des problèmes entomologiques et il a pu simultanément introduire la variable "temps" dans ses équations. Si, dans le cas de la Sambre, nous voulons également exprimer les équations en fonction du temps, nous risquons de nous trouver devant des difficultés d'intégration; il est vraisemblable que nous envisagions alors de traiter les équations en termes de différences finies (*cf.* chapitre I, p. 12).

Références

- ARGENTESI, F., DI COLA, G. and VERHEYDEN, N., (1973). Parameter estimation of mass transfer in compartmented ecosystems, Preprint, 3rd IFAC Symposium, pp. 317-326.
- CASWELL, H., KOENIG, H.E., RESH, J.A. and ROSS, Q.E., (1972). An introduction to systems science for ecologists, in Patten, B.C. (ed.), *Systems Analysis and Simulation in Ecology*, vol. II, pp. 3-78.

DUMONT, H.J. en WAYAERT, R., (1972). Enkele gegevens over het zooplankton van de Boven-Samber in Frankrijk, in C.I.P.S., *Modèle mathématique de pollution d'eaux intérieures. Rapport de synthèse, I*, pp. 268-273.

MARGALEF, R., (1968). *Perspectives in Ecological Theory*, Chicago.

WATT, K.F., (1961). Mathematical models for use in insect pest control, *Canadian Entomologist, Suppl.* 19.

WATT, K.F., (1968). *Ecology and Resource Management. A quantitative Approach*, New York, Mc Graw-Hill.